Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Beiträge zur Kenntnis des Absorptionssystems der Rafflesiacee *Brugmansia*

(Vorläufige Mitteilung)

Von

Engelbert Cartellieri

(Mit 5 Textfiguren)

Aus dem botanischen Institut der Universität Innsbruck

(Vorgelegt in der Sitzung am 15. Oktober 1925)

Die Untersuchungen des Absorptionsgewebes der Rafflesiaceen haben bereits manche interessante Tatsache zutage gefördert. In einigen Punkten sind jedoch die Angaben der Autoren nicht einheitlich. So weicht besonders Solms-Laubachs[1] Darstellung von der Entwicklung des Absorptionssystems von *Brugmansia* von jener, die Pierce[2] gibt, sehr stark ab. Das zahlreiche Material, welches mein verehrter Lehrer, Hofrat E. Heinricher, den ich an dieser Stelle für die Förderung, welche er meiner Arbeit zuteil werden ließ, danken möchte, von seiner Studienreise nach Java mitgebracht hatte und mir zur Bearbeitung überließ, machte es mir möglich, einiges zur Klärung der noch offenen Fragen beizutragen. Zur Untersuchung gelangte *Brugmansia Zippelii* und die von Heinricher[3] neu beschriebene Art. Im Absorptionsgewebe konnte ich zwischen beiden keinen Unterschied feststellen. Das Material war zum größten Teil in Alkohol, einige Stücke mit Sublimat fixiert.[4] Die Ergebnisse meiner Untersuchungen sollen in nächster Zeit mit zahlreichen Abbildungen (7 Tafeln in Großformat) im Botanischen Archiv (Mez, Königsberg) veröffentlicht werden. Hier möchte ich nur kurz einige wichtige Punkte herausgreifen, besonders aber die interessanten Verhältnisse erörtern, die sich beim Anschluß des Parasiten an die Tracheen der Wirtspflanze ergaben.

Wie bekannt, finden sich bei *Brugmansia*, wie bei allen Rafflesiaceen, nur im Floralpolster, dem kurzen Sproß, der die Blüte entwickelt, Gefäßbündel. Das ganze übrige Gewebe entbehrt

---

1 Solms-Laubach H., »*Rafflesiaceae*« in Engler-Prantl, »Natürliche Pflanzenfamilien«, III. Teil, 1. Hälfte, 1889, p. 275.

2 Pierce G., »On the structure of the Haustoria of some phanerogamic Parasites.« Annals of Botany, VIII., 1893.

3 Heinricher E., »Beiträge zur Kenntnis der *Rafflesiaceae*, I.«, Denkschriften d. kais. Akad. d. W., Wien, *78*, 1906.

4 Es wäre wünschenswert, zur Aufklärung der Inhaltsverhältnisse des Parasiten auch frisches Material einer Untersuchung zu unterziehen. Muß es doch befremden, daß bis jetzt kein Kohlehydrat nachgewiesen werden konnte. Auch mir gelang es nicht, ein Kohlehydrat oder Öl nachzuweisen.

vollständig höherer Differenzierungen; zum großen Teil besteht es sogar aus einreihigen Fäden, was ja auch die Autoren, welche Rafflesiaceen beschrieben haben, veranlaßt hat, vom »Thallus« des Parasiten zu sprechen. Die großen Kerne von *Brugmansia* machen im allgemeinen eine Entscheidung, ob Wirts- oder Parasitengewebe vorliegt, leicht möglich.

Die erste Besiedlung[1] von noch nicht infizierten Teilen bereits ergriffener Wirtswurzeln erfolgt ähnlich, wie dies Heinricher[2] für *Arceuthobium oxycedri* beschrieben hat; einreihige Fäden dringen im Kambium, vielleicht auch im jüngsten Leptom vor. Das infizierte Kambium wird durch die Parasitenfäden, die manchmal sehr zahlreich auftreten und durch Teilungen Komplexe bilden, oft stark in Mitleidenschaft gezogen. Auch während sich die Deszendenz des Kambiums in Holz und Leptom umwandelt, wächst der Parasit noch verhältnismäßig rasch. Das Holz, welches sich aus diesem vom Parasiten stark beeinflußten Kambium bildet, ist pathologisch. Sehr selten scheint der Parasit hingegen in bereits ausdifferenziertes Holz einzudringen. Infolgedessen finden wir das Zentrum einer länger infizierten Wurzel immer frei von Parasiten.[3] An diese Region schließt stark infiziertes, krankhaft ausgebildetes Holz, das eben aus dem Kambium, welches der Parasit bei seinem Vordringen durch die Wurzel noch unausdifferenziert vorfand, entstanden ist. Die Gewebe, welche außerhalb dieser Zone liegen, sind jedoch wieder vollständig normal. Auch dies läßt sich durch die Entwicklungsweise erklären. Die längsverlaufenden Fäden, welche, wie erwähnt, bei der Besiedlung noch nicht infizierter Teile der Wurzel im Kambium vordringen, werden nämlich bei dessen Ausdifferenzierung sozusagen ausnahmslos ins Holz und Leptom verlagert. Man findet daher in länger infizierten Wurzeln in der kambialen Zone hauptsächlich radiale Fäden, welche die infolge des Dickenwachstums des Wirtes ins Holz und Leptom geratenen Parasitenelemente miteinander verbinden. Von den radialen Fäden können allerdings vereinzelt auch längsverlaufende abzweigen, doch scheinen diese nicht imstande zu sein, eine Störung in der Ausbildung des Holzkörpers hervorzurufen. Den Verhältnissen im Holzkörper entsprechend, sind

---

1 Die Untersuchung der Keimung und ersten Infektion würde umfangreiche Kulturen erfordern, wie sie Heinricher mit *Arceuthobium oxycedri* gelungen sind. Diese wären natürlich nur in den heimatlichen Tropen durchführbar. Infolge der Kleinheit der Samen wird es jedoch sehr schwierig sein, den Entwicklungsgang eines einzelnen Individuums aufzuklären; verspricht es doch sehr wenig Erfolg, wenn man zur Infektion nur einen Samen verwendet. Ich konnte daher nur das allmähliche Weitergreifen des Absorptionsgewebes innerhalb einer bereits ergriffenen Wurzel verfolgen.

2 Heinricher E., »Das Absorptionssystem der Wachholdermistel (*Arceuthobium oxycedri* (D. C.) M. B.) mit besonderer Berücksichtigung seiner Entwicklung und Leistung.« Sitzungsber. d. kais. Akad. d. W., Wien, Math.-nat. Kl., Bd. CXXXII, Abt. I, 1923, p. 161 ff.

3 Junge Wurzeln, in denen auch der jüngste Teil des Holzkörpers ergriffen wurde, scheinen bald abzusterben.

auch im Leptom die Großzahl der Parasitenelemente weit gegen die Peripherie der Wurzel gerückt. Das älteste Leptom und die primäre Rinde bleiben frei vom Parasiten.

Die radialen Fäden haben sehr häufig stark unter dem Dickenwachstum des Wirtes zu leiden. Besonders solche, die neben den sehr weitlumigen Tracheen liegen, werden bei deren Ausdifferenzierung gedehnt. Ihr Lumen wird so eng, daß man es kaum zu erkennen vermag, viele reißen sogar. Platten, ich verstehe darunter einschichtige Gewebekomplexe aus radialen Zellreihen, können dadurch in ihre einzelnen Fäden zerlegt, diese auch durchrissen werden, wie dies Fig. 1 zeigt. (Die Parasitenfäden sind schraffiert.) Auch im Libriform vermögen die radialen Fäden offenbar aus Mangel

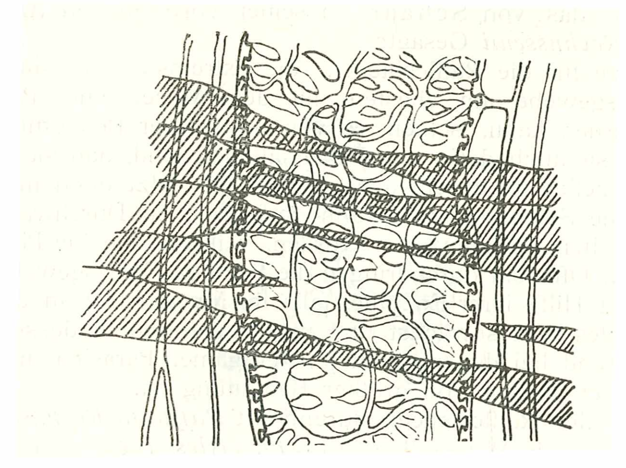


Fig. 1.

an Nahrung dem Wachstum des Wirtes nicht zu folgen und werden voneinander getrennt. Ebenso kann es an der Grenze zwischen Leptom und Markstrahlen zu Zerrungen kommen. Manchmal zerreißen radiale Fäden bei der Ausdifferenzierung der Abkömmlinge des Kambiums so, daß das eine Ende im Hadrom das andere im Leptom liegt. Je älter die Wurzel wird, desto weiter werden die beiden Enden auseinandergetragen. Man findet dann, wenn die Mehrzahl der Fäden reißt, im alten Holz und Leptom den Parasiten stark entwickelt, während er in jüngeren Elementen nahezu vollständig fehlt. Berücksichtigt man diese arge Störung, welche die Parasitengewebe durch die Wachstumsvorgänge im Wirte erleiden, so erscheint es nicht sonderbar, daß in manchen Wurzeln große Komplexe des Schmarotzers absterben. Die Angabe von Pierce,[1] daß der Parasit nur im Kambium aktiv vordringe und daß alle Elemente, die ins Holz und Leptom verlagert werden, zugrunde gehen, kann

[1] Pierce G., l.

ich jedoch nicht bestätigen. Beobachtungen, welche ich erst in meiner ausführlichen Abhandlung genauer erörtern möchte, lassen es mir als sehr wahrscheinlich erscheinen, daß, obwohl große Partien des Absorptionsgewebes verfallen, andere Teile, wenn vielleicht auch langsam, weiterwuchern. So können, während Teile des Absorptionsgewebes dem Wirte erliegen, andere erstarken und neue Gewebe ergreifen. Ja, es ist sogar sehr wahrscheinlich, daß in lange infizierten Wurzeln manche Floralpolster durch das Absterben der verbindenden Stränge den Zusammenhang mit anderen verloren haben, so daß aus einem Keimling gewissermaßen mehrere Individuen entstanden sind.

Für den Anschluß des Parasiten an die Wirtselemente gilt im allgemeinen das von Schaar[1] in seiner vortrefflichen Arbeit über *Rafflesia Rochussenii* Gesagte.

Gerade für die Rafflesiaceen, die extremsten Parasiten, deren Absorptionsgewebe am ehesten mit dem Mycel eines Pilzes verglichen werden kann, schien es von besonderer Bedeutung zu erfahren, ob sie auch darin den Pilzen ähnlich sind, daß sie imstande sind, Wirtszellen zu durchwachsen. Sind bis jetzt doch nur wenige phanerogame Schmarotzer bekannt, bei welchen Durchwachsungen von Wirtszellen nachgewiesen wurden, während sie bei Pilzen sehr häufig sind. Offenbar durchdringen die Pilze das Wirtsgewebe hauptsächlich mit Hilfe ihrer Enzyme, falls ihr Mycel nicht in den Intercellularen des Wirtes wächst und nur Haustorien in dessen Zellen treibt, während bei den meisten phanerogamen Parasiten neben den Enzymen der Turgor von größter Bedeutung ist.

Unter den Rafflesiaceen durchbohrt *Rafflesia Rochusenii* nach Schaar[2] niemals Wirtszellen. Für *Pilostyles ingae* hat Endriß[3] Durchwachsungen beschrieben, während *Rafflesia Manillana* nach Brown[4] imstande sein soll, auch Wirtszellen aufzulösen. Bei *Brugmansia* konnte ich im Leptom und Holzparenchym Durchwachsungen nicht mit Sicherheit feststellen, wenn auch manche Bilder sehr an solche gemahnten.[5] Die Anschlußverhältnisse des »Thallus« an die Wirtsgefäße bieten hingegen besonderes Interesse. Häufig, wenn auch lange nicht immer, werden die Hoftüpfel der Tracheen an der Stelle, an welcher ihr Parasitenfäden anliegen, nicht vollständig ausgebildet; man findet hier nur gewöhnliche Tüpfel. Parasitenfäden

---

[1] Schaar F., »Über den Bau des Thallus von *Rafflesia Rochussenii* Teysm. Binn.« Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., Wien, Math.-nat. Kl., Bd. CVII, Abt. I, 1898.

[2] Schaar F., l. c., p. 4.

[3] Endriß W., »Monographie von *Pilostyles ingae,* Karst.« Flora 91, 1902, p. 219 bis 234.

[4] Brown W. H., »The relation of *Rafflesia Manillana* to its host.« The Phillipp. Journal of Science, C. Botany, VII. 4. 1912.

[5] Ich möchte auf Heinrichers zitierte Abhandlung über *Arceuthobium oxycedri* (p. 4, Anm. 2) verweisen, in welcher er die Schwierigkeit einer sicheren Entscheidung darlegt.

wölben sich oft stark in Tracheen vor und dringen in die Wände zwischen zwei Tracheen ein. Daneben gibt es auch eigenartige Bildungen, über die bisher keine Beobachtungen veröffentlicht wurden. Im Lumen der Wirtsgefäße befinden sich häufig tracheale Röhren, welche Parasitenfäden umschließen. Bilder können hier eine klarere Vorstellung geben als die beste Beschreibung. Fig. 2 zeigt links einen größeren Parasitenkomplex. Unmittelbar neben ihm liegt rechts eine Trachee. Ihr Lumen ist mit zwei Kreuzen bezeichnet. Diese wird von einem Parasitenfaden, der vom Komplex abzweigt und nach rechts unten zieht, durchsetzt. Im Lumen der Trachee liegen, wie an den Kernen zu erkennen ist, zwei Parasitenzellen nebeneinander, dann wird der Faden einreihig. Die gezeichneten Tüpfel gehören der Röhre an, welche innerhalb der Trachee den Faden

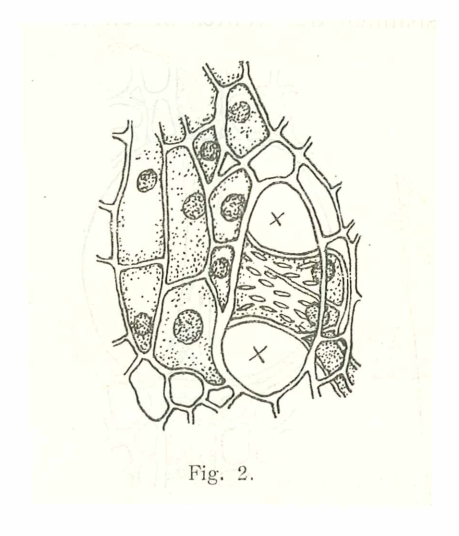


Fig. 2.

umscheidet. In Fig. 3 ist der Faden in der Mitte der Röhre nicht mehr mit Sicherheit zu erkennen; von beiden Seiten ragen aber noch Parasitenzellen in sie hinein. Offenbar ist der Faden sehr stark gedehnt worden. Einmal fand ich einen Faden, der sogar zwei nebeneinander liegende Tracheen durchsetzte. Da alle umscheidenden Röhren die typische Struktur der Wirtstracheen zeigen, wenn auch die Hoftüpfel, wie dies ja häufig der Fall ist, nicht vollständig ausgebildet sind, kann man die tracheale Wandung keineswegs dem Parasiten zusprechen; die Wandverdickungen der Parasitentracheen im Floralpolster sind von vollständig anderer Skulptur; überdies hebt sich die nicht verholzte Membram des Parasiten von der umscheidenden Wirtsmembram meist gut ab. Das Einzigartige liegt also darin, daß die Umscheidung der durchsetzenden Fäden von den Wirtstracheen aus erfolgt und daß die umscheidende Membran die Skulptur der Wirtstracheen erhält. Die von mir beobachteten Röhren sind daher nicht mit jenen zu

vergleichen, die Zender[1] in Tracheen von Pflanzen gefunden hat, welche von *Cuscuta* befallen waren; denn diese sind Teilstücke von Haustorialschläuchen des Parasiten. Um einen möglichst günstigen Anschluß an die Wasserbahnen des Wirtes zu erlangen, werden nämlich bei *Cuscuta* nicht nur Haustorialschläuche, welche Wirtsgefäßen anliegen, sondern mitunter auch solche, die in jene eingedrungen sind, zu Gefäßen. Die trachealen Röhren, welche ich für *Brugmansia* beschreibe, dürften für Leitungsfunktionen zwar keine Bedeutung haben; es wird aber den Parasitenfäden dadurch, daß sie auch innerhalb von Tracheen wachsen, wobei sie gleichsam von den umscheidenden, mehr oder weniger verholzten, imbibierbaren Wirtsmembranen vor einer Schädigung geschützt werden, leichter möglich sein, Wasser und die darin gelösten Substanzen aus den Leitungsbahnen des Wirtes zu entnehmen.

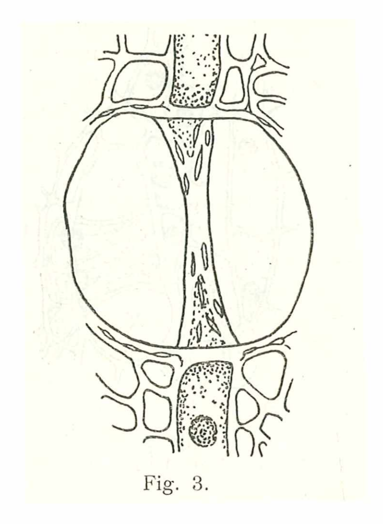


Fig. 3.

Die Frage, wie die Röhren gebildet wurden, konnte ich nicht für alle Fälle vollständig klären. Mitunter ist die umscheidende Wand sicher nur dadurch zustande gekommen, daß der Parasit zwischen die Querwand zweier Glieder einer jungen, angelegten Trachee eindrang, worauf der Teil der Membran, welcher dem Parasiten anlag, stehen blieb, der Rest resorbiert wurde. Manchmal, besonders wenn die Röhre innerhalb eines Gliedes die Trachee durchsetzt, muß man aber annehmen, daß der Parasit die unausdifferenzierte Trachee, die noch ihren plasmatischen Inhalt hatte, durchwuchs und vom Wirtsplasma mit einer trachealen Wand umgeben wurde. Zu erwägen wäre allenfalls noch die Möglichkeit, daß manche Röhren tracheal differenzierte, thylloide Bildungen wären, in welche der Parasit eingedrungen ist.

---

[1] Zender J., »Les haustoriums de la Cuscute et les réactions de l'hôte.« Bulletin de la Société Botanique de Genève, II[e] série, vol. XVI (1924).

Zu einer solchen Erwägung führen die im folgenden zu besprechenden Gebilde. Ich fand in Wurzelpartien, die vom Parasiten stark durchsetzt waren, aber auch in Geweben, welche anscheinend knapp innerhalb der Infektionsgrenze lagen, in Tracheen Röhren, in denen keine Parasitenzellen nachgewiesen werden konnten. Diese Röhren sind so wie die, welche Parasitenfäden umscheiden, skulpturiert; vielleicht sind an jenen häufiger wohlausgebildete Hoftüpfel zu erkennen (Fig. 4). Auch blasenförmige Gebilde kommen vor (Fig. 5). Die Blasen haben aber durchaus nicht die Gestalt gewöhnlicher Thyllen; sie sind vielmehr nur Erweiterungen von Röhren.

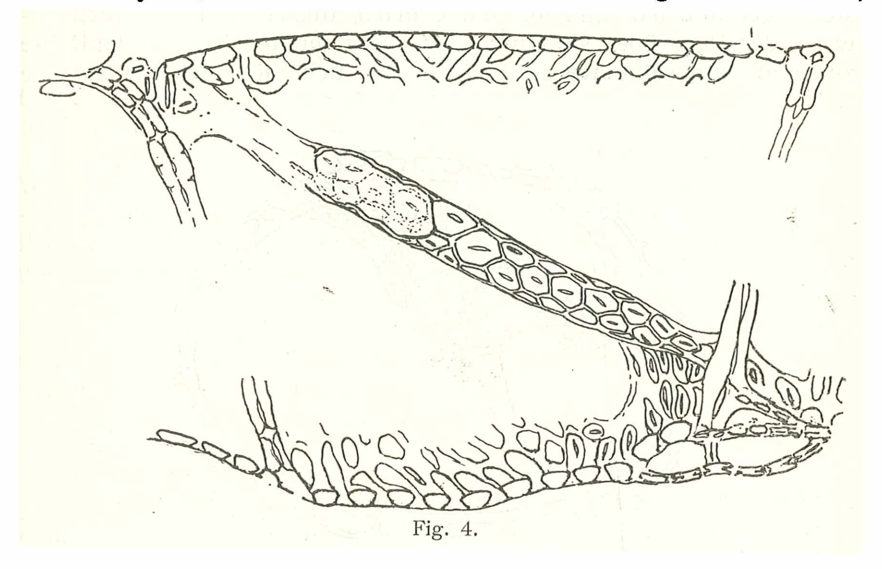


Fig. 4.

Diese erstrecken sich nämlich oft über mehrere Glieder des Gefäßes. Gewöhnlich beginnen sie als Rinne außerhalb der Trachee, gerade so, als ob ein Parasitenfaden die Tracheenwand eingedellt hätte. Plötzlich erscheint in der Verlängerung der Rinne eine Röhre, innerhalb der Trachee, wie wenn der Faden die Membran durchbrochen hätte und umscheidet worden wäre. Erreicht die Röhre die gegenüberliegende Wand des Gefäßes so erscheint außerhalb wieder eine Rinne. Dieses Spiel kann sich dann wiederholen.

Vieles spricht dafür, daß sich auch in diesen Röhren Parasitenfäden befanden, die zugrunde gingen und deren Reste allenfalls beim Schneiden herausgerissen wurden, es könnten aber auch unabhängig von Durchwachsungen entstandene Mißbildungen sein. Für die letzte Annahme spricht vor allem, daß ich am Beginne und Ende der Röhren häufig kein Parasitengewebe feststellen konnte. Das Lumen der Rinnen, mit welchen die Röhren endeten, wurde immer enger, bis es ganz verschwand. Ich fand jedoch nirgends in der mir zugänglichen Literatur Mißbildungen von dieser Gestalt und Beschaffenheit beschrieben, noch weniger abgebildet. Am ehesten

wären sie mit tracheal ausgebildeten Thyllen zu vergleichen, wie sie unter anderen Küster[1] und Zimmermann[2] bei Cucurbitaceen festgestellt haben. Lange, schlauchförmige Thyllen hat Winkler[3] bei *Jacquemontia violacea* gefunden; diese sind aber nicht tracheal skulpturiert. Eine große Schwierigkeit, die trachealen Röhren als Thyllen zu erklären, scheint mir darin zu liegen, daß die Rinnen, welche die Röhren verbinden, wie ich gezeigt habe, außerhalb der Tracheenmembran verlaufen. Ich fand auch Röhren, die nicht innerhalb des Ringes, der als Rest der aufgelösten Querwand stehenbleibt, von einem Tracheenglied ins andere übertraten, sondern ihn sozusagen außen umgingen, so daß in der Aufsicht auf die Tracheenwand der Ring über sie hinweglief. Diese mußte also von der Röhre zweimal durchsetzt werden. Es ist ja auch möglich, daß manche

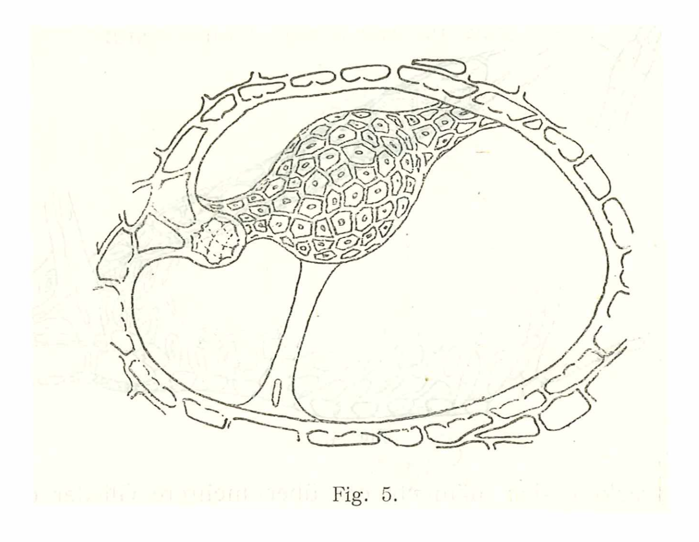


Fig. 5.

Röhren Parasitenfäden enthielten, andere hingegen Mißbildungen sind, die man aber nur mit Widerstreben als thyllöse Bildungen bezeichnen könnte. Jedenfalls ist die Annahme berechtigt, daß alle unter dem Einfluß des Parasiten entstanden sind, finden sie sich doch ausschließlich in Geweben, die am stärksten vom Parasiten beeinflußt wurden. Ich will damit jedoch nicht sagen, daß kein andererer Reiz die gleiche Mißbildung hervorrufen könnte.

In diesem Zusammenhang scheint mir auch eine andere Mißbildung an Tracheen erwähnenswert. In der innersten infizierten

---

[1] Küster E., Pathologische Pflanzenanatomie, Jena, 1925, p. 104.

[2] Zimmermann A., Die Cucurbitaceen, Jena, 1922, Heft I, p. 60.

[3] Winkler, »Über einen neuen Thyllentypus nebst Bemerkungen über Ursachen der Thyllenbildung.« Ann. jard. bot. Buitenzorg, 1905, Bd. 20, p. 19.

Region werden häufig die Querwände der Tracheenglieder nicht vollständig resorbiert; der Ring, welcher als Rest der Querwand stehen bleibt wird breiter oder die Querwand ist bis auf eine oder mehrere Perforationen vorhanden; manchmal ist sie sogar vollständig erhalten und zeigt Hoftüpfel wie die längsverlaufenden Wände angrenzender Tracheen. Die gleiche Mißbildung konnte Zimmermann[1] an Stengeln der Cucurbitacee *Peponium usambarense* auch durch künstliche Eingriffe erzielen, während in unserem Falle offenbar der Parasit die veranlassende Ursache ist.

Zusammenfassung.

1. Das Weitergreifen des Parasiten von bereits infizierten Geweben auf noch unbesiedelte Teile der Wurzel erfolgt durch einreihige, im Kambium vordringende Fäden.

2. Zentrum und periphere Rinde sind auch in länger infizierten Wurzeln frei vom Parasiten. In den kambiumwärts unmittelbar anschließenden Geweben der Rinde und des Holzkörpers ist der Parasit meist mächtig entwickelt. Hier sind längsverlaufende Fäden und Komplexe sehr zahlreich, sonst überwiegen radiale Fäden.

3. Infolge des Dickenwachstums des Wirtes werden, wie bereits Pierce angab, viele radiale Fäden gedehnt oder reißen. Aus radialen Zellfäden bestehende, einschichtige Gewebeplatten unterliegen ähnlichen Erscheinungen.

4. Diese Störungen verursachen häufig eine Zerteilung des Parasitengewebes. Solche Teile sterben öfter ab, andere bleiben erhalten und können zu weiterer Ausbreitung führen.

5. Der nur bei wenigen phanerogamen Parasiten beobachtete Fall, daß Fäden des Absorptionsgewebes auch Wirtszellen durchsetzen, konnte an Tracheen, und zwar nur an diesen, sichergestellt werden. Sehr bemerkenswert ist, daß die Fäden, welche die Gefäße durchsetzen, immer von einer tracheal skulpturierten, von der Wirtszelle gebildeten Membran umscheidet sind. Offenbar durchsetzten sie bereits die junge, angelegte, noch lebende Trachee.

6. Andere in Tracheen vorgefundene, röhrenartige Bildungen sind ihrer Herkunft nach unsicher. Parasitenelemente konnten in ihnen nicht nachgewiesen werden. Thyllen, an die zu denken war, sind in ähnlicher Ausbildung nicht beschrieben.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Längsschnitt. Platte aus Parasitenfäden neben einer Trachee in die einzelnen Fäden zerlegt; der zweite Faden ist gerissen. Parasit schraffiert. Die Tüpfel der Trachee und die Wände der ihr anliegenden Holzparenchymzellen sind eingezeichnet. Vergrößerung: 220.

---

[1] Zimmermann A., l. c., Heft II.

Fig. 2. Querschnitt. In einer trachealen Röhre, die eine Trachee (mit zwei Kreuzen bezeichnet) durchsetzt, liegen zwei Parasitenzellen nebeneinander. Man beachte ihre Zellkerne. Vergrößerung: 220.

Fig. 3. Querschnitt. Röhre in einer Trachee. Der Parasitenfaden, den sie umgab, ist im mittleren Teil nicht verfolgbar, deutlich schließen beiderseits Parasitenzellen an sie an. Vergrößerung: 340.

Fig. 4. Längsschnitt durch eine Trachee. In dieser eine tracheale Röhre. Links unten ist sie angeschnitten. Vergrößerung: 340.

Fig. 5. Querschnitt. Tracheal differenzierte Blase in einer Trachee. Vergrößerung: 220.